

Nouvelles données et caryotypes des rongeurs du Burundi ⁺

par

T. MADDALENA *, E. Van der STRAETEN **, L. NTAHUGA *** et A. SPARTI *

Avec 6 figures

ABSTRACT

New records and karyotypes of Rodents from Burundi. — Karyotypes of eight species of Rodents from Burundi are presented and discussed. The diploid numbers (2n) and the fundamental numbers (NF) are confirmed for *Lophuromys flavopunctatus* 70/86, *Lophuromys woosnami* 42/72, *Mus bufo* 36/36, *Oenomys hypoxanthus* 32/58 and *Praomys jacksoni* 28/30.

New karyotypes of *Dasymys* cf. *incontus* (2n=40, NF=54), *Hylomyscus stella* (2n=48, NF=86) and *Praomys* cf. *jacksoni* (2n=26, NF=28) are described.

INTRODUCTION

Le Burundi, par sa situation géographique sur la ligne de partage des eaux Zaïre-Nil et par son relief accidenté, réunit sur une petite surface une variété de milieux fort différents. De plus, le pays se trouve dans une zone de contact entre plusieurs régions phytogéographiques, ce qui enrichit considérablement sa flore (LEWALLE 1975).

Une telle richesse écologique offre refuge à une faune très diversifiée qui, en ce qui concerne les petits mammifères, n'a pas encore fait l'objet d'une synthèse. En effet, les renseignements concernant les micromammifères du Burundi proviennent essentiellement de travaux réalisés dans les régions limitrophes comme le Zaïre ou le Rwanda: SCHOUTE-

* Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne, Suisse.

** Laboratorium Algemene Dierkunde, Universiteit Antwerpen, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgique.

*** Institut de Zoologie, Faculté des Sciences, Université du Burundi, BP 2700, Bujumbura, Burundi.

⁺ Nouvelle parution de cet article (paru dans le fasc. 3) suite aux erreurs d'impression concernant les figures 1, 4 et 6.

DEN 1948; PIRLOT 1957; EBL *et al.* 1966; RAHM 1967; ROSEVEAR 1969; DIETERLEN & HEIM DE BALSAC 1979; DIETERLEN 1987; HUTTERER *et al.* 1987.

Au cours d'un bref séjour au Burundi de deux d'entre nous (T. M. et A. S.) en automne 1986, consacré essentiellement à la recherche de Soricidae, nous avons eu l'occasion de capturer et de caryotyper également quelques rongeurs. Vu la rareté des données faunistiques concernant ce pays (voir SCHLITTER & DELANY 1985), nous estimons que les observations réunies apportent des informations supplémentaires sur la présence et la répartition de certaines espèces au Burundi.

Les rongeurs se caractérisant, entre autre, par une grande variabilité dans leurs formules chromosomiques, l'utilité d'un tel critère dans la reconnaissance des espèces n'est plus à démontrer (JOTTERAND-BELLOMO 1984). Ainsi, la comparaison entre les données que nous avons réunies au Burundi et celles de la littérature peut amener des renseignements supplémentaires quant à la taxonomie de certains genres «problématiques».

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons capturé 23 animaux vivants à l'aide de pièges Longworth ou Sherman appâtés avec un mélange de sardines à l'huile et de flocons d'avoine; 14 individus ont été fixés pour une analyse chromosomique (tableau 1). Pour la préparation des caryotypes, nous avons utilisé la technique de l'étalement (BAKER *et al.* 1982) légèrement modifiée. Les spécimens analysés sont déposés à l'Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale (IZEA), Université de Lausanne. Les déterminations morphologiques ont été faites par l'un de nous (E. V. d. S.). Compte tenu du faible nombre d'individus et de l'âge de certains spécimens, la détermination a parfois posé des problèmes. Les individus capturés proviennent des localités suivantes:

Teza: Parc national de la Kibira (3° 13' S; 29° 34' E), altitude 2200 m. Ruisseau en forêt de montagne, à proximité des plantations de thé de Teza.

TABLEAU 1.

Répartition des captures dans les 4 localités échantillonnées.
Entre parenthèses: nombre d'individus fixés pour l'analyse chromosomique.

* Animaux étudiés par JOTTERAND-BELLOMO (1988).

Espèces	localités			
	Teza	Mabay	Rushubi	Ruvubu
<i>Dasymys cf. incontus</i>			1 (1)	
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	2 (2)			
<i>Mus bufo</i>	1 (1)		2 (2)*	
<i>Mus triton</i>			3 (3)*	
<i>Lophuromys woosnami</i>	1 (1)	1 (1)		
<i>Lophuromys flavopunctatus</i>	3 (1)			1 (1)
<i>Praomys jacksoni</i>	2 (2)			2 (2)
<i>Praomys cf. jacksoni</i>		1 (1)		
<i>Hylomyscus stella</i>	2 (1)			
<i>Graphiurus murinus</i>	1 (0)			

Mabay: Parc national de la Kibira (2° 40' S; 29° 17' E), altitude 2300 m. Bords du torrent Baziro, au cœur d'une forêt de montagne.

Ruvubu: Parc national de la Ruvubu (2° 58' S; 20° 39' E), altitude 1400 m. Forêt galerie au bord de la rivière Ruvubu.

Rushubi: Commune de Isalé-Mugaruro (3° 21' S; 29° 29' E), altitude 1700 m. Cultures maraîchères dans un petit marais récemment drainé.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. APERÇU FAUNISTIQUE

Pour chaque localité échantillonnée, le tableau I mentionne les espèces capturées. Néanmoins, faute de temps et de matériel, nous n'avons pas pu prospecter à fond les endroits visités. Ainsi nous n'avons rencontré, en général, que des espèces assez communes telles que *Lophuromys flavopunctatus*, *Praomys jacksoni*, *Mus bufo*, *M. triton*, *Graphiurus murins*, *Oenomys hypoxanthus*.

Parmi les espèces les moins fréquentes, signalons *Lophuromys woosnami*, espèce endémique des régions forestières montagneuses qui bordent le Rift (DIETERLEN 1987); la présence de cette espèce n'avait pas encore été signalée au Burundi.

Compte tenu de la diversité des milieux rencontrés au Burundi, un grand travail d'échantillonnage reste encore à réaliser avant d'avoir un aperçu complet des rongeurs de ce pays.

2. ANALYSES CARYOLOGIQUES

Chez les rongeurs, les cas de polymorphisme chromosomique ne sont pas rares et des nombres diploïdes différents n'impliquent pas nécessairement des espèces distinctes (JOTTERAND 1972; GORDON 1986). Nous sommes bien conscients de cette limite de la méthode caryologique; aussi nos conclusions, loin d'être définitives, se basent également sur des critères morphologiques.

D'utiles comparaisons avec les données de la littérature, nous ont permis de vérifier nos conclusions et de soulever le problème du statut taxonomique de certaines formes.

***Dasymys cf. incommutus* (Sundevall) (2n = 40, NF = 54, NFa = 50)**

Rushubi: mâle, IZEA 2716.

Le spécimen caryotypé possède 6 paires d'autosomes méta- ou submétacentriques et 13 paires d'acrocentriques; le chromosome X est un grand métacentrique et l'Y est acrocentrique (fig. 1). Le 2n est donc de 40 et le NF de 54.

MATHEY (1958) trouve pour des *Dasymys incommutus* de Côte d'Ivoire 2n = 38, NF = 48; TRANIER & GAUTUN (1979) décrivent pour deux individus du même pays un caryotype presque identique, avec 2n = 36 et NF = 48 et n'attribuent pas de signification taxonomique à la différence observée. Par contre, la formule chromosomique relevée chez l'individu du Burundi diffère sensiblement de celles établies pour des sujets d'Afrique occidentale et constitue un indice sûr de l'existence d'au moins deux espèces de *Dasymys*. Tant que les relations entre *Dasymys incommutus* de la localité type de Durban (RSA) et les autres formes d'Afrique ne sont pas connues, nous ne pouvons pas avancer un nom correct pour notre spécimen du Burundi.

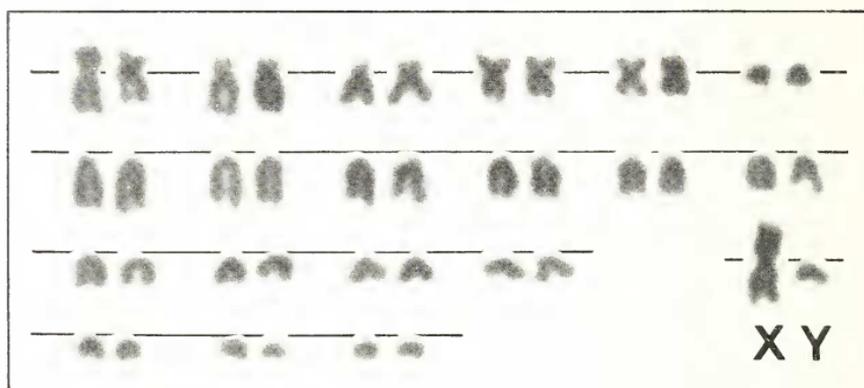


FIGURE 1.

Caryotype de *Dasymys cf. incontus*. Mâle de Rushubi (IZEA 2716). $2n=40$, $NF=54$, $NFa=50$.

***Hylomyscus stella* (Thomas, 1911) ($2n=48$, $NF=86$, $NFa=82$)**

Teza: mâle, IZEA 2743.

L'animal fixé présente les caractères morphologiques typiques de l'espèce, mais sa formule chromosomique avec $2n=48$ et $NF=86$ (fig. 2) diffère sensiblement de celle donnée par MATTHEY (1963) pour des *H. stella* du Zaïre ($2n=46$, $NF=72$) ou par

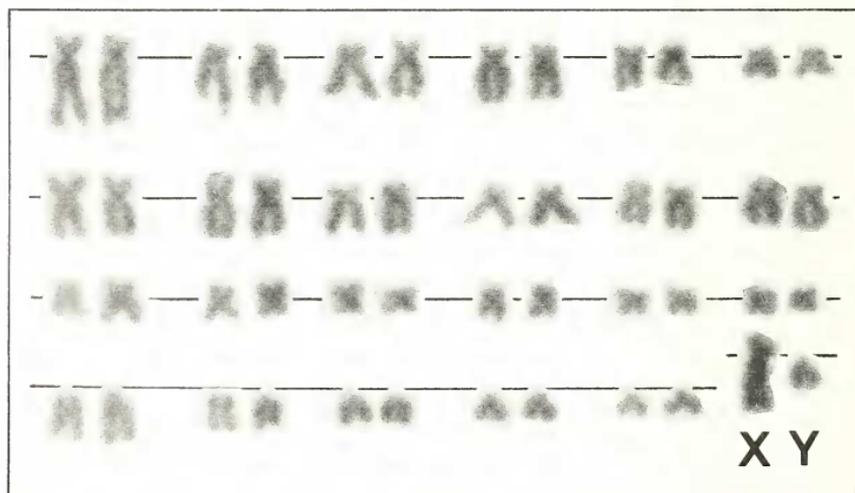


FIGURE 2.

Caryotype de *Hylomyscus stella*. Mâle de Teza (IZEA 2743). $2n=48$, $NF=86$, $NFa=82$.

VIEGAS-PÉQUIGNOT *et al.* (1983), pour des animaux de Centrafrique ($2n=46$, $NF=74$). Dans ce cas, échantillonnages et analyses caryologiques supplémentaires sont nécessaires pour délimiter la distribution de la forme à $2n=48$, pour vérifier s'il existe au Burundi des *Hylomyscus stella* avec $2n=46$ et préciser le statut taxonomique de ces formes à nombres diploïdes différents.

***Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 ($2n=70$, $NF=86$, $NFa=84$)**

Teza: mâle, IZEA 2738. Ruvubu: mâle, IZEA 2713.

Le caryotype que nous avons établi, avec $2n=70$ et $NF=86$, est identique à celui publié par MATTHEY (1967) pour *Lophuromys aquilus* True, 1892. DIETERLEN (1976), dans sa révision du genre *Lophuromys*, considère *aquilus* comme synonyme de *flavopunctatus* et le $2n$ qu'il donne pour un mâle de Lwiro (Zaïre) est également de 70.

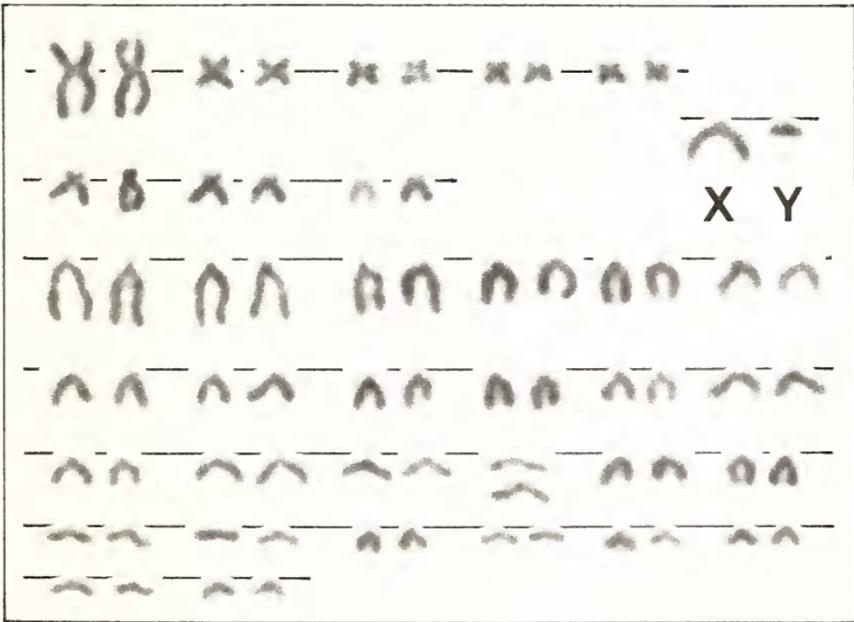


FIGURE 3.

Caryotype de *Lophuromys flavopunctatus*. Mâle de Teza (IZEA 2738). $2n=70$, $NF=86$, $NFa=84$.

Notre sériation (fig. 3) a permis de reconnaître le chromosome sexuel X de nature acrocentrique et non submétacentrique comme le suggérait MATTHEY (1967). ORLOV & BULATOVA (1986) trouvent pour des *L. flavopunctatus* d'Ethiopie $2n=68$ et $NF=82$ et notent aussi que le chromosome X est acrocentrique.

***Lophuromys woosnami* Thomas, 1906 (2n = 42, NF = 72, NFa = 70)**

Teza: femelle, IZEA 2706. Mabay: mâle IZEA 2709.

Le caryotype de *L. woosnami* du Burundi avec $2n = 42$ et $NF = 72$ (fig. 4), correspond à la formule chromosomique décrite par DIETERLEN (1976) pour une femelle de la région du Kivu. De plus, nous pouvons préciser que chez *L. woosnami*, le chromosome X est de type acrocentrique.

Dans le genre *Lophuromys*, deux autres espèces encore ont fait l'objet d'études chromosomiques: *L. sikapusi* ($2n = 60$), qui présente un X submetacentrique (MATTHEY 1958) et *L. nudicaudus* ($2n = 56$), dont la morphologie des chromosomes sexuels n'a pas été déterminée (VERHEYEN & VAN DER STRAETEN 1980).

DIETERLEN (1976), sur la base de critères morphologiques et caryologiques, reconnaît à l'intérieur du genre *Lophuromys* deux groupes, à savoir le groupe *woosnami* et le groupe *sikapusi* lequel inclut, entre autre, *L. flavopunctatus* et *L. nudicaudus*. Une analyse biochimique faite par VERHEYEN *et al.* (1986) et portant uniquement sur les espèces *woosnami* et *flavopunctatus* semble confirmer cette séparation vu la grande distance génétique calculée entre les deux espèces. Toutefois, pour vérifier la séparation en deux sous-genres, il faudrait, à notre avis, élargir l'étude biochimique à d'autres espèces de *Lophuromys*.

Nous pouvons remarquer que, chez les espèces dont le caryotype est connu, le NF est toujours très élevé et oscille autour de 80, ce qui laisse supposer que le passage d'une formule chromosomique à l'autre s'est réalisé principalement par une succession de translocations robertsoniennes, phénomène qui semble s'être produit par exemple dans une population de *L. sikapusi* des Mts. Nimba (Guinée) (GAUTUN *et al.* 1986).

Le chromosome X de type acrocentrique se retrouve chez *L. woosnami* et *L. flavopunctatus* mais pas chez *L. sikapusi*. Seule une analyse chromosomique détaillée des

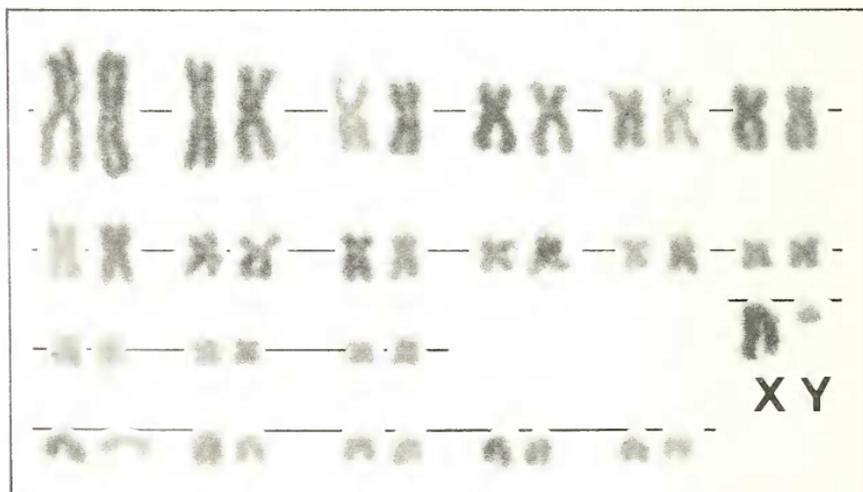


FIGURE 4.

Caryotype de *Lophuromys woosnami*. Mâle de Mabay (IZEA 2709). $2n = 42$, $NF = 72$, $NFa = 70$.

autres *Lophuromys* pourra nous indiquer si «X acrocentrique» est un caractère ancestral ou résulte d'une mutation secondaire apparue indépendamment chez plusieurs espèces déjà bien différenciées.

***Mus bufo* (Thomas, 1906) ($2n = 36$, $NF = 36$, $NFa = 34$)**

Teza: mâle, IZEA 2736.

Le caryotype du mâle analysé, avec $2n = 36$ et $NF = 36$, correspond à la forme la plus primitive de «l'éventail robertsonien» proposé par MATTHEY (1970) pour le complexe des petites souris africaines rattachées aussi au genre *Leggada*. Cinq autres individus du Burundi ont été analysés par JOTTERAND-BELLOMO (1988), confirmant la présence de *Mus bufo*, mais témoignant aussi de l'existence d'individus caractérisés par des formules chromosomiques très différentes.

***Oenomys hypoxanthus* (Pucheran, 1855) ($2n = 32$, $NF = 58$, $NFa = 54$)**

Teza: femelles, IZEA 2737 et IZEA 2739.

Le caryotype des deux animaux étudiés, avec $2n = 32$ et $NF = 58$, ne se différencie pas des données déjà connues (MATTHEY 1963; VIEGAS-PÉQUIGNOT *et al.* 1986).

TRANIER & GAUTUN (1979) ont élevé la sous-espèce *Oenomys hypoxanthus ornatus* de Côte d'Ivoire au rang d'espèce tant par son caryotype différent ($2n = 46$, $NF = 58$) que par ses caractéristiques morphologiques. Il est intéressant de souligner que les deux espèces *O. hypoxanthus* et *O. ornatus* possèdent le même NF de 58, ce qui laisse supposer l'intervention de translocations robertsoniennes. Or, d'après VIEGAS-PÉQUIGNOT *et al.* (1986), ce type de mutation chromosomique chez les Muridae est d'origine récente et peut survenir en dehors de tout phénomène de spéciation. Il serait donc intéressant de comparer biochimiquement les deux espèces pour vérifier si les différences chromosomiques observées s'accompagnent d'une différenciation biochimique importante.

***Praomys jacksoni* (de Winton, 1897) ($2n = 28$, $NF = 30$, $NFa = 26$)**

Teza: mâle, IZEA 2735; femelle, IZEA 2740. Ruvubu: femelles, IZEA 2712, IZEA 2714.

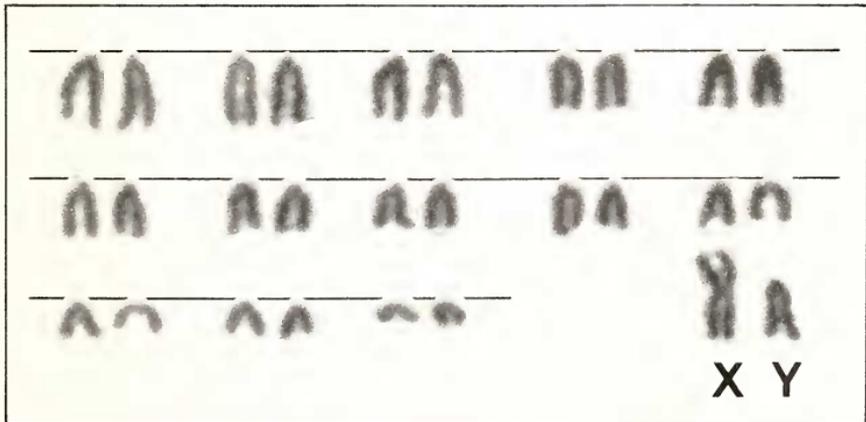


FIGURE 5.

Caryotype de *Praomys jacksoni*. Mâle de Teza (IZEA 2735). $2n = 28$, $NF = 30$, $NFa = 26$.

Tous les animaux étudiés possèdent le même caryotype (fig. 5) que les individus du Ruwenzori (Zaïre) analysés par MATTHEY (1959), avec un $2n$ de 28 et un NF de 30.

***Praomys* cf. *jacksoni* (de Winton, 1897) ($2n=26$, NF=28, NFa=24)**

Mabay: mâle, IZEA 2708.

Parmi le lot d'individus déterminés comme *P. jacksoni*, le spécimen piégé à Mabay se caractérise par un caryotype particulier (fig. 6) avec $2n=26$ et NF=28.

Morphologiquement, ce *Praomys* ne se distingue pas de la forme *jacksoni* typique sinon par la couleur plus sombre de son pelage. En revanche, son caryotype, bien que proche de *jacksoni*, s'en différencie par une paire d'acrocentriques en moins. Seules des recherches caryologiques, morphologiques et biochimiques ultérieures permettront d'établir la position systématique de cette nouvelle forme dotée de 26 chromosomes.

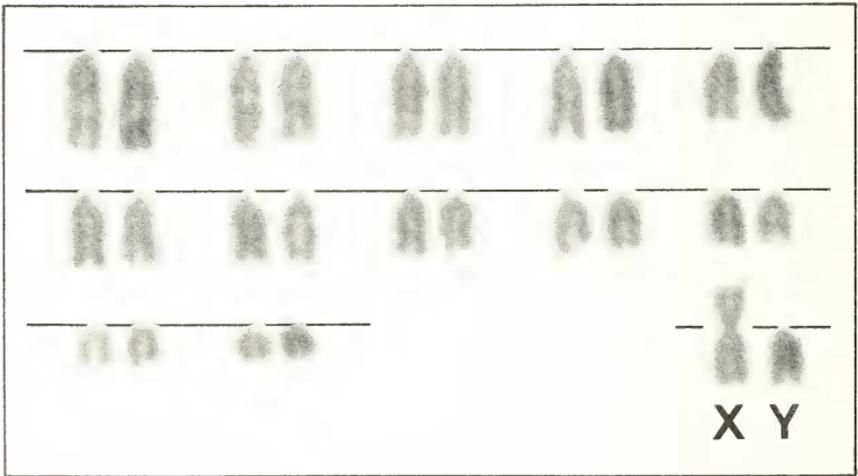


FIGURE 6.

Caryotype de *Praomys* cf. *jacksoni*. Mâle de Mabay (IZEA 2728). $2n=26$, NF=28, NFa=24.

RÉSUMÉ

La faune des micromammifères du Burundi est encore assez mal connue; cette note donne la liste de quelques espèces de rongeurs capturés lors d'une mission scientifique en automne 1986. Parmi les animaux piégés, *Lophuromys woosnami* n'avait pas encore été signalé dans ce pays.

Les caryotypes de 8 espèces de rongeurs ont pu être préparés sur le terrain et les formules chromosomiques mises en évidence sont comparées aux données de la littérature. Les nombres diploïdes ($2n$) et fondamentaux (NF) sont confirmés pour *Lophuromys flavopunctatus* 70/86, *Lophuromys woosnami* 42/72, *Mus bufo* 36/36, *Oenomys hypoxanthus* 32/58, et *Praomys jacksoni* 26/28; trois nouveaux caryotypes sont décrits pour *Dasymys* cf. *incontus* ($2n=40$, NF=54), *Hylomyscus stella* ($2n=48$, NF=86) et *Praomys*

cf. *jacksoni* ($2n=26$, $NF=28$). Ces exemples montrent l'utilité des analyses chromosomiques, même en coloration homogène, pour l'approche tant faunistique que taxonomique des Rongeurs africains de régions peu prospectées.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier ici tous ceux qui ont rendu possible le bon déroulement de ce travail: l'Université du Burundi à Bujumbura pour son accueil et la mise à disposition de toute l'infrastructure nécessaire; l'Institut National pour la Conservation de la Nature (INCN) et son directeur général, M. A. Kabayanda pour les autorisations nécessaires au travail dans les Réserves naturelles et Parcs nationaux du Burundi; les gardes forestiers et le personnel de l'INCN pour leur aide sur le terrain; les responsables de l'usine à thé de Teza ainsi que MM. Hans Bruderman, Jaques et Armelle Trouvilliez, Peter Trenchard et Robert pour le logement lors des piégeages. Le docteur A. Meylan (station fédérale de recherches agronomiques, Nyon) et le professeur P. Vogel (Institut de zoologie et d'écologie animale, Lausanne), pour les remarques apportées au manuscrit. Enfin, nos remerciements les plus sincères vont à la famille Hausser à Bujumbura pour son accueil chaleureux.

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une Convention, établie entre l'Université de Lausanne et l'Université de Bujumbura, destinée à faciliter les échanges scientifiques.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, R. J., M. HAIDUK, L. W. ROBBINS, A. CADENA & B. KOOP. 1982. Chromosomal studies of South American bats and their systematic implications. *Special Publ. Pymatuning Lab. Ecol.* 6: 303-327.
- DIETERLEN, F. 1976. Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. *Stuttg. Beitr. Naturk.* 285 A: 1-96.
- 1987. Neue Erkenntnisse über afrikanische Bürstenhaarmäuse, Gattung *Lophuromys* (Muridae; Rodentia). *Bonn. zool. Beitr.* 38: 183-194.
- DIETERLEN, F. & H. HEIM DE BALSAC 1979. Zur Ökologie und Taxonomie der Spitzmäuse (*Soricidae*) des Kivu-Gebietes. *Säugetierk. Mitt.* 27: 241-287.
- ELBL, A., U. RHAM & G. MATHYS 1966. Les mammifères et leurs ectoparasites dans la forêt de Rugege (République rwandaise). *Acta tropica* 23: 223-263.
- GAUTUN, J. C., I. SANKHON & M. TRANIER 1986. Nouvelle contribution à la connaissance des rongeurs du massif guinéen des monts Nimba (Afrique occidentale). Systématique et aperçu quantitatif. *Mammalia* 50: 205-217.
- GORDON, D. H. 1986. Extensive chromosomal variation in the pouched mouse, *Saccostomus campestris* (Rodentia, Cricetidae) from southern Africa: a preliminary investigation of evolutionary status. *Cimbebasia* (A) 8: 37-47.
- HUTTERER, R. E. VANDER STRAETEN & W. N. VERHEYEN 1987. A checklist of the shrews of Rwanda and biogeographical consideration on African Soricidae. *Bonn. zool. Beitr.* 38: 155-172.

- JOTTERAND, M. 1972. Le polymorphisme chromosomique des *Mus* (*Leggadinae*) africains. Cytogénétique, zoogéographie, évolution. *Revue suisse Zool.* 79: 287-360.
- JOTTERAND-BELLOMO, M. 1984. New developments in vertebrate cytotaxonomy VII. Les chromosomes des Rongeurs (ordre Rodentia Bowdich, 1821). *Genetica* 64: 3-64.
- 1988. Chromosome analysis of five *Mus bufo-triton* (Muridae) from Burundi (Africa): three cytogenetic entities, a special type of chromosomal sex determination, taxonomy and phylogeny. *Cytogenet. Cell Genet.* 48: 88-91.
- LEWALLE, J. 1975. Endémisme dans une haute vallée du Burundi. *Boisseria* 24: 85-89.
- MATTHEY, R. 1958. Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia, Rodentia). *Acta tropica* 15: 97-117.
- 1959. Formules chromosomiques de Muridae et de Spalacidae. La question du polymorphisme chromosomique chez les mammifères. *Revue suisse Zool.* 66: 175-209.
- 1963. La formule chromosomique chez 7 espèces et sous-espèces de *Murinae* africains. *Mammalia* 27 (2): 157-176.
- 1967. Notes sur la cytogénétique de quelques muridés africains. *Mammalia* 31: 281-287.
- 1970. L'«éventail robertsonien» chez les *Mus* (*Leggadae*) africains du groupe minutoides/musculoides. *Revue suisse Zool.* 77: 625-629.
- ORLOV, V. N. & N. SH. BULATOVA 1986. Intergeneric variations of constitutive heterochromatin in African rats (Rodentia, Muridae). *Dokl. Akad. Nauk.* 288: 996-998 (en russe).
- PIRLOT, P. 1957. Associations des rongeurs dans les régions hautes de l'est du Congo belge et du Ruanda-Urundi. *Revue Zool. Bot. afr.* 55: 221-236.
- RAHM, U. 1967. Les Muridés des environs du lac Kivu et des régions voisines (Afrique centrale) et leur écologie. *Revue suisse Zool.* 74: 439-520.
- ROSEVEAR, D. R. 1969. The rodents of West Africa. *Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.). London*, 604 p.
- SCHLITTER, D. A. & M. J. DELANY 1985. Geographic areas of Africa poorly represented in mammal research collections. *Acta zool. Fenn.* 170: 47-48.
- SCHOUREDEN, H. 1948. Faune du Congo belge et du Ruanda-Urundi: mammifères. *Annls. Mus. Congo belge, Sér. 8vo, Sci. Zool.* 1: 1-131.
- TRANIER, M. & J. C. GAUTUN 1979. Recherches caryotypiques sur les rongeurs de Côte d'Ivoire: résultats préliminaires pour les milieux ouverts. Le cas d'*Oenomys hypoxanthus ornatus*. *Mammalia* 43: 252-254.
- VERHEYEN, W. & E. VAN DER STRAETEN 1980. The karyotype of *Lophuromys nudicaudus* Heller 1911 (Mammalia-Muridae). *Revue Zool. afr.* 94: 311-316.
- VERHEYEN, W., M. MICHIELS & J. VAN ROMPAEY 1986. Genetic differences between *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 and *Lophuromys woosnami* Thomas, 1906 in Rwanda. (Rodentia: Muridae). *Cimbebasia* A 8: 141-145.
- VIEGAS-PEQUIGNOT, E., B. DUTRILLAUX & F. PETTER 1983. Chromosomal phylogeny of Muridae: a study of 10 genera. *Cytogenet. Cell Genet.* 35: 269-278.
- VIEGAS-PEQUIGNOT, E., D. PETIT, T. BENAZZOU, M. PROD'HOMME, M. LOMBARD, F. HOFFSCHIR, J. DESCAILLEAUX & B. DUTRILLAUX 1986. Phylogénie chromosomique chez les Sciuridae, Gerbillidae, et Muridae, et étude d'espèces appartenant à d'autres familles de Rongeurs, *Mammalia* 50 (n° spécial): 164-202.